ПАРАЗИТОЛОГИЯ, XV, 6, 1981

УДК 576.895.132 : 597.4

МОРФОГЕНЕЗ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ В НАДСЕМЕЙСТВЕ TYLENCHOIDEA (NEMATODA)

А. Ю. Рысс

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Изучен морфогенез половой системы 14 видов нематод надсемейства Tylenchoidea. Рассматривается эволюция половой системы самок в надсемействе.

Целью настоящей работы было изучение типов морфогенеза половой системы фитопаразитических нематод надсемейства Tylenchoidea и выяснение преобразований в строении гонад, которые происходили в процессе эволюции надсемейства. Критический обзор работ по проблеме можно найти в статьях Гиршманн и Триантафиллоу (Hirschmann, 1962, 1971; Hirschmann, Triantaphyllou, 1968).

Изготовляли постоянные препараты окрашенных орсеином нематод в глицерине и бальзаме. Фиксированные в ТАФ, горячем 40%-ном формалине, 4%-ном формалине экземпляры окрашивали в капле ацеторсеина в стекле с лункой в термостате при 60° С в течение 5 мин. Сверху лунку накрывали покровным стеклом, чтобы избежать испарения. Лучшие результаты получены при использовании экземпляров, фиксированных кипящим формалином на сите. После окраски в лунку добавляли каплю глицерина. После дифференциации в химически чистой молочной кислоте (реактив должен быть бесцветным) нематод переносили в крошечную каплю глицерина на предметном стекле и сверху покрывали покровным стеклом. Последнее окантовывали нитроэмалью или резиновым клеем.

Для получения постоянных препаратов в бальзаме процедура окантовки исключалась, по краям покровного стекла добавляли 96-градусный спирт и глицерин. Покровное стекло снимали. На чистое предметное стекло наносили тонкий слой гистологического белка с глицерином и каплю дистиллированной воды, в которую переносили нематод. Препараты подсушивали. Нематоды при этом приклеивались к предметному стеклу. Последнее проводили последовательно через 96-градусный спирт, бутанол, карбол-ксилол, после чего нематод заключали в бальзам.

Для окраски яиц последних переносили пипеткой с оттянутым концом вместе с каплей фиксатора в стекло с лункой. С помощью пипетки жидкость в лунке заменяли сначала на 50%-ную уксусную кислоту, затем на ацеторсеин. Окраска и остальные процедуры, предшествующие получению постоянных препаратов, производили, как описано выше. Яйца при этом переносили при помощи тонкой энтомологической иглы.

Стадии жизненного цикла у нематод обычно определяются подсчетом линек, что ведет к трудностям при идентификации стадии у видов, не поддающихся непосредственному наблюдению в культуре. Различными авторами, исследовавшими развитие нематод подотряда *Tylenchina*, было отмечено, что 1-я линька происходит внутри яйца, а из яйца выходит личинка II стадии. Последующие 4 стадии жизненного цикла отличаются друг от друга рядом признаков, из которых наиболее характерным является строение полового зачатка. По его строению у исследованных нами видов за пределами яйцевой оболочки также можно выделить 4 стадии жизненного цикла, которые мы идентифицировали соответственно с личинками II—IV стадий и половозрелыми особями. Для ряда видов удалось показать, что деление клеток в половом зачатке связано с процессом линьки, а также исследовать личинок, находящихся внутри яйца.

Морфогенез половой системы *Anguina kopetdaghica*

Герминативная клетка на стадии гаструлы находится в экваториальной части зародыша (рис. 1, *1*). Впоследствии, когда тело эмбриона становится червеобразным, в центре трофикогенитального отдела (ТГО) располагается половой зачаток, состоящий из 3 клеток: 1 — герминативная, расположенная в центре, и 2 — соматические, находящиеся на полюсах зачатка (рис. 1, *2*). Такое же строение зачатка сохраняется у личинок I и II стадий (рис. 1, *3—5*). 1-я линька происходит в яйце. У личинок I стадии стома в виде полой трубки, у личинок II стадии имеются головная капсула и стилет.

Среди личинок II стадии различимы личинки самцов и личинки самок. У последних вентрально от полового зачатка располагаются две клетки, ядра которых отличаются от ядер вентрального гиподермального тяжа угловатой формой и более светлым содержимым (рис. 1, *4*). Из этих клеток впоследствии образуется преддверие гонады. У личинок самцов эти клетки отсутствуют на этой и последующих стадиях.

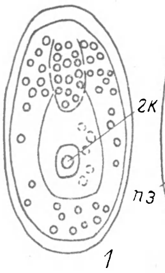
У личинок самок III стадии зачаток гонады расположен в задней половине ТГО и состоит из 13 клеток (рис. 1, *6*; 3, *2*). На его переднем конце располагается апикальное ядро и герминативная клетка. Позади герминативной клетки находятся два крупных соматических ядра. На заднем полюсе зачатка располагаются 9 ядер, среди которых выделяется апикальное ядро и группа из 4 мелких ядер на вентральной стороне зачатка. Зачаток преддверия представлен 4 ядрами, лежащими вентрально от полового зачатка. У личинок самцов III стадии половой зачаток расположен в центре ТГО (рис. 3, *3*). Направления полюсов у зачатков мужской и женской гонад прямо противоположны. Полюс, которому принадлежит герминативная клетка, обращен у самцов кзади (рис. 1, *7*). Апикальное ядро противоположного полюса смещено и находится сбоку от группы из 8 мелких соматических ядер.

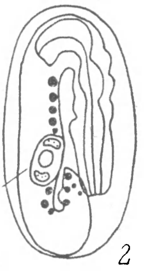
Наблюдалась структура полового зачатка, переходная от характерной для II к характерной для III стадий. Такие случаи обнаружены нами у линяющих особей как для личинок самцов, так и для личинок самок. Делятся соматические ядра обоих полюсов. Происходит миграция ядер с одного из полюсов на противоположный за исключением одного апикального ядра (рис. 1, *8—11*).

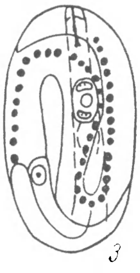
У личинки самки IV стадии зачаток гонады состоит из 2 ветвей (рис. 1, *12*). Задняя ветвь короткая и не содержит герминативных клеток, на конце передней ветви находится герминативная зона из 20—25 клеток. На переднем полюсе этой зоны расположено апикальное ядро. Оболочка зоны содержит большое число ядер. На месте прикрепления зачатка к покровам формируется преддверие гонады. На месте будущей вульвы покровы под кутикулой образуют бокаловидное впячивание. С внутренней стороны этот бокал окружен тканью полового зачатка. Спереди и сзади стенки бокала образованы рядом из удлиненных клеток с крупными

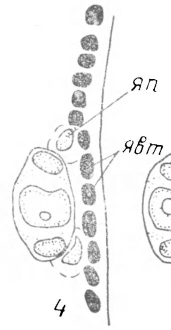
Рис. 1. Морфогенез половой системы *Anguina kopetdaghica*.

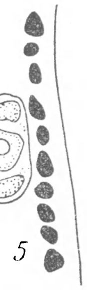
1 — гаструла; *2* — развивающийся эмбрион до I стадии; *3* — личинка II стадии, в яйце; структура полового зачатка личинки II стадии: *4* — самка, *5* — самец; личинки III стадии: *6* — самка, *7* — самец; *8—10* — линька со II на III стадию у личинки самца, *11* — то же, у личинки самки, *12* — личинка IV стадии (самка), *13* — структура гонады молодой половозрелой самки.

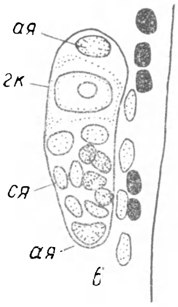


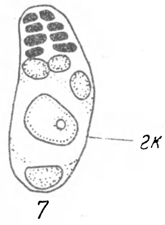


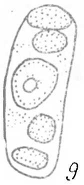


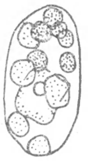




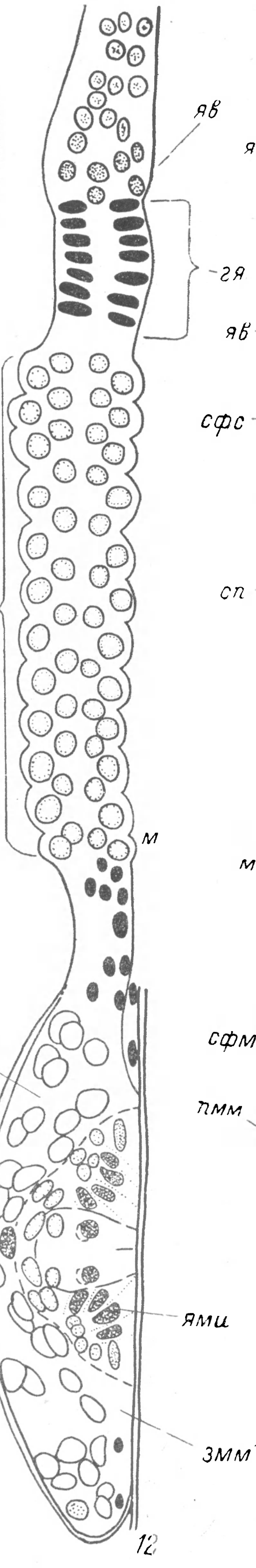


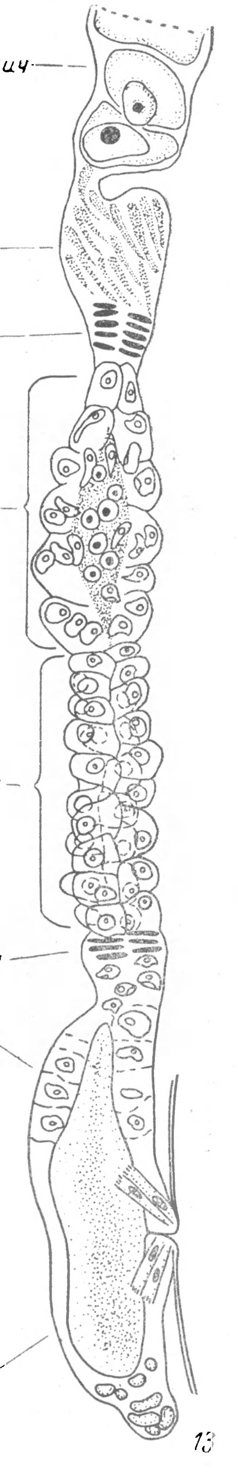






20мкм
1-3
4-12
13





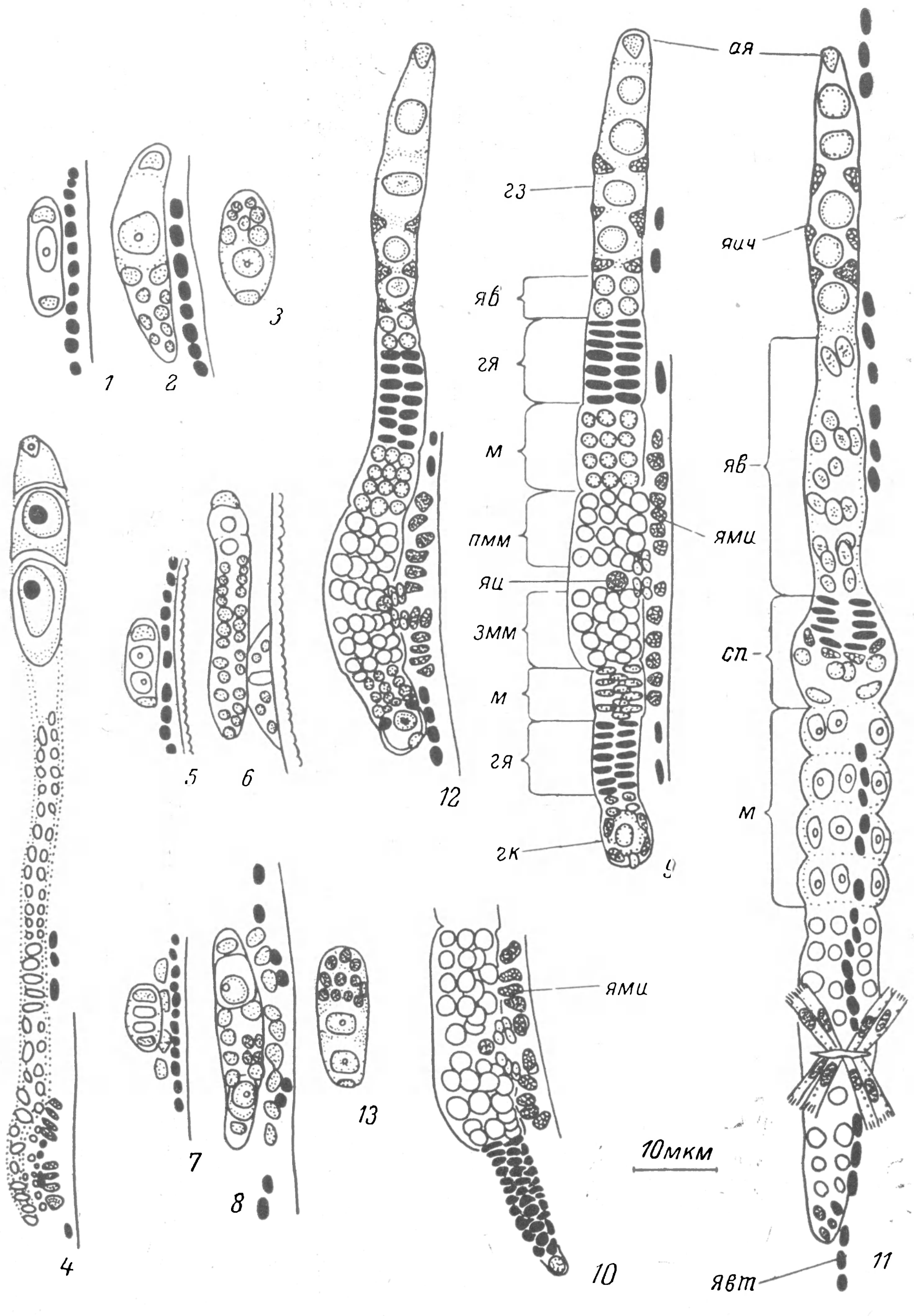


Рис. 2. Морфогенез половой системы тиленхоидей.

1—4 — морфогенез гонады *Tylenchus hamatus*; *1* — личинка II стадии; личинки III стадии: *2*— самка; *3* — самец; *4* — личинка IV стадии (самка); *5, 6* — морфогенез женской гонады *Aglenchus costatus*, *5* — личинка II стадии; *6* — в момент 3-й линьки; *7—11* — морфогенез женской гонады *Pratylenchus crenatus*; *7* — личинка II стадии; *8* — личинка III стадии; *9* — личинка IV стадии; *10* — дегенерация отделов задней ветви гонады у личинки IV стадии; *11* — структура гонады половозрелой самки; *12* — зачаток гонады у личинки самки IV стадии *P. neglectus*; *13* — зачаток гонады у личинки самца III стадии *P. penetrans*.

ядрами. Одним концом каждая из этих клеток прикреплена к краям бокала. Исходя из формы, расположения, структуры ядер, эти 8 клеток впоследствии образуют 8 мышц-дилататоров вульвы, т. е. являются миобластами. На этом же уровне латерально с обеих сторон бокала располагаются еще 2 группы по 2 ядра. Глубже (на дне бокала) располагаются 8 ядер, расположенных в виде кольца. Им противостоит так называемое I-ядро (в терминологии Hirschmann, Triantaphyllou, 1968) полового зачатка. Спереди и сзади от бокала располагаются, кроме того, еще 2 группы из 4 ядер.

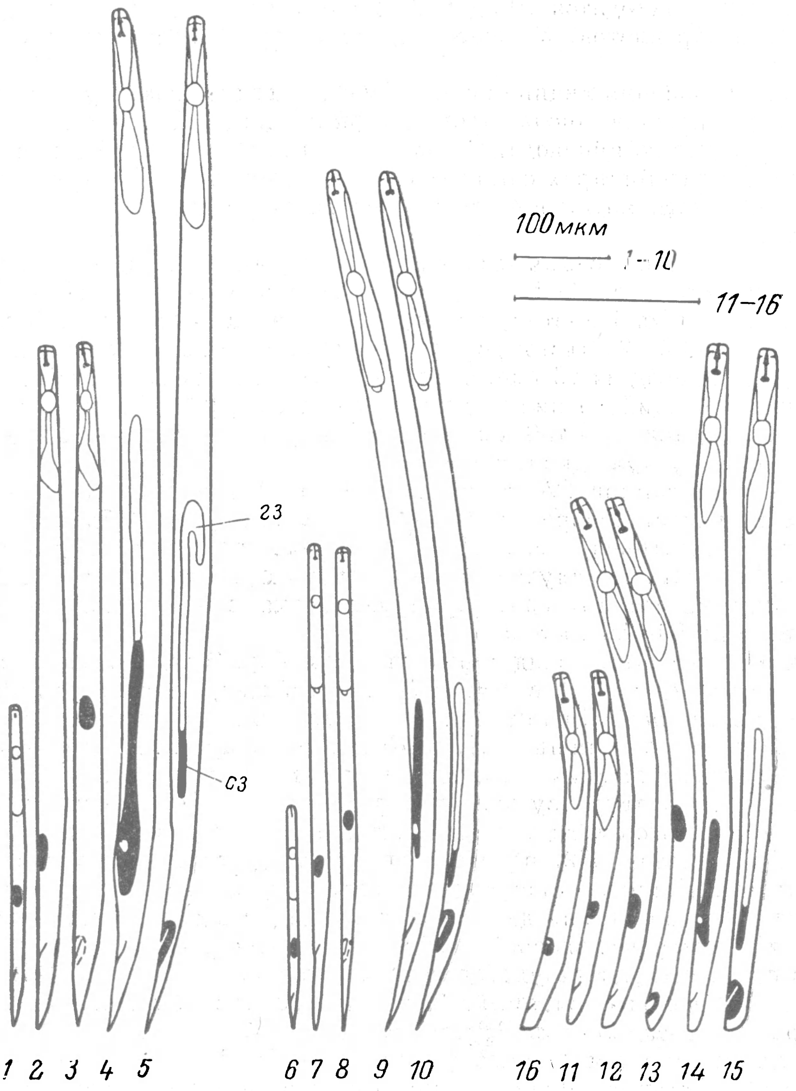


Рис. 3. Положение зачатка гонады у личинок тиленхоидей.

1—5 — *Anguina kopetdaghica*; *1* — личинка II стадии; личинки III стадии: *2* — самка, *3* — самец личинки IV стадии: *4* — самка, *5* — самец; *6—10* — то же, у *Tylenchus hamatus*; *11—16* — положение зачатка гонады у *Pratylenchus* ssp.; *11* — личинка II стадии; личинки III стадии: *12* — самка, *13* — самец; личинки IV стадии: *14* — самка, *15* — самец, *16* — личинка II стадии *P. neglectus*.

Задняя ветвь гонады представляет собой мешковидное расширение, стенка которого состоит из 16 клеток. На полюсе располагается апикальное ядро. В передней ветви имеется такое же расширение из 16 клеток. Эти отделы являются соответственно задним и передним мешками матки (терминология по: Geraert, 1973). За передним мешком матки располагается матка, состоящая из 4 рядов по 12 клеток. За ней находится участок, состоящий из 2 рядов по 7 ядер, за счет которого образуется главным образом сфинктер сперматеки. За ним находится участок из 4—6 клеток, соответствующий яйцеводу. На границе с герминативной зоной находятся две клетки, за счет которых образуется оболочка зоны. Между маткой и мешком матки находятся 10 ядер. У самок здесь располагается сфинктер матки из 3 пар клеток. У некоторых молодых самок наблюдалось 5 пар клеток.

При превращении личинки самки IV стадии в половозрелую самку происходит увеличение числа клеток герминативной зоны (яичника), ее оболочки, а также яйцевода. Остальные отделы остаются без изменений. На молодых экземплярах самок видно, что сперматека образуется за счет дистальной части матки и 4 клеток следующего отдела полового зачатка личинки.

У половозрелой самки задняя ветвь гонады представлена задним мешком матки, в передней ветви располагаются передний мешок матки, сфинктер матки из 6 клеток, матка, состоящая из 4 рядов по 8 клеток, сперматека из 22—24 клеток, сфинктер сперматеки из 2 рядов по 5 клеток в каждом, яйцевод из 16 клеток (рис. 1, *13*). За яйцеводом располагается яичник, доходящий до пищевода и там образующий несколько изгибов. В нем находится 70—150 оогониев. Вокруг вульвы располагаются 4 группы по 2 мускула-дилататора.

У личинок самцов IV стадии зона полового зачатка с соматическими ядрами совершает поворот к заднему концу тела (рис. 3, *5*). Имеется обширная герминативная зона. На заднем конце тела расположен зачаток клоаки. В некоторых случаях зона с соматическими клетками достигает зачатка клоаки. Из этой зоны формируется семяпровод. У молодых самцов он состоит из 50—55 клеток.

Такое же развитие гонад характерно для *Anguina millefolii*, *A. sp. n.* 1 с *Carex acuta*, *A. sp. n.* 2 с *Anaphalis margaritacea*, *Subanguina radicicola*, *Paranguina agropyri*. Личинки IV стадии встречаются чрезвычайно редко и были обнаружены лишь у *A. millefolii* и *P. agropyri*, что, вероятно, связано с особенностями жизненного цикла высших ангвинид.

Хотя в литературе существуют разногласия по поводу нумерации стадий жизненного цикла высших ангвинид, Юксель и Гиршманн (Yuksel, 1960; Hireschmann, 1962) показали, что у представителей близкого рода *Ditylenchus* 1-я линька происходит внутри яйца и из последнего выходит личинка II стадии. Наши данные по ангвинидам в отношении нумерации стадий и структуры полового зачатка у личинок различных стадий полностью соответствуют результатам этих авторов.

Развитие половой системы *Pseudhalenchus anchilisposomus*, *Tylenchus hamatus*, *Lelenchus minutus*, *Ditylenchus galeopsidis* происходит так же, как уже было описано для *Anguina* (на рис. 2, *1—4* и 3, *6—10* это показано на примере *T. hamatus*). Деление герминативной клетки у личинок самок начинается с IV стадии. На этой стадии количество герминативных клеток варьирует от 1 до 7. Точное количество соматических ядер в половом зачатке подсчитать не удалось.

Морфогенез женской гонады *Aglenchus costatus*

У личинок II стадии зачаток состоит из 4 клеток. Две герминативные клетки раположены в центре, и два соматических ядра — на полюсах (рис. 2, *5*). У личинок самок III стадии зачаток находится в задней части ТГО. Мы располагали лишь 2 экз. личинок этой стадии и внутреннее строение зачатка рассмотреть не удалось. У личинок самок IV стадии, зачаток состоит из 2 ветвей, из которых задняя очень короткая и лишена герминативных клеток, на конце передней ветви располагаются 2 герминативные клетки (рис. 2, *6*).

Морфогенез половой системы представителей рода *Pratylenchus*

Все особи *Pratylenchus crenatus* являются самками. У личинок II стадии зачаток гонады прикреплен к стенке тела в центре ТГО и содержит 4 ядра (2 герминативных — в центре и 2 соматических — на полюсах). У этих личинок между половым зачатком и вентральным гиподермальным тяжом имеются 2—4 крупных ядра, за счет которых впоследствии формируется преддверие гонады (рис. 2, *7*). У личинок самок III стадии зачаток гонады смещен в заднюю часть ТГО (рис. 3, *12*). На каждом полюсе зачатка расположено апикальное ядро и герминативная клетка, в центральной части находятся 10 соматических ядер, из которых выделяются 4 мелких ядра с плотным содержимым на вентральной стороне зачатка (рис. 2, *8*). Преддверие представлено 6—8 ядрами. У личинок самок IV стадии зачаток состоит из 2 ветвей, место прикрепления зачатка к стенке тела находится в задней части ТГО (рис. 2, *9*; 3, *14*). Здесь впоследствии формируются вагина и вульва. В этом месте к половому зачатку прилегает кольцо из 8 клеток. Одно из ядер полового зачатка (I-ядро в терминологии Hirschmann, Triantaphyllou, 1968) находится в центре кольца. С внешней стороны спереди и сзади от места прикрепления полового зачатка находятся 2 группы по 6 ядер. Вентральный гиподермальный тяж в этом месте образует изгиб. Впоследствии происходит впячивание стенки тела. По 2 ядра в каждой из этих групп помещается латерально, справа и слева от места прикрепления полового зачатка. Остальные 4 ядра каждой группы располагаются соответственно в передней и задней стенках впячивания. Эти ядра принадлежат 8 клеткам, из которых впоследствии формируются мускулы-дилататоры вульвы самок.

На конце передней ветви находится апикальное ядро и 1—5 герминативных клеток. Оболочка герминативной зоны содержит несколько ядер, формирующихся за счет 2 клеток у основания зоны. Проксимальный отдел ветви гонады образован передним мешком матки, где расположены 4 ряда по 4 клетки. За ним следует матка из 3 рядов по 4 клетки. После матки располагаются 2 ряда по 7 клеток. За счет этого участка формируются сперматека и сфинктер сперматеки. За этим отделом расположены 4 клетки, соответствующие яйцеводу самок. У самок стенка яйцевода содержит 16 ядер.

Задняя ветвь зачатка гонады имеет на конце апикальное ядро и герминативную клетку и содержит те же отделы, что и передняя ветвь. Однако все отделы, кроме заднего мешка матки, не развиваются и впоследствии дегенерируют (рис. 2, *10*).

У половозрелых самок передняя ветвь гонады состоит из мешка матки из 16 клеток, матки из 12 клеток, сперматеки из 10 клеток, сфинктера сперматеки из 5 пар мышечных клеток, яйцевода из 16 клеток и яичника, содержащего 5—50 оогониев (рис. 2, *11*). В задней ветви гонады функционирует мешок матки из 16 клеток. Последующие отделы представлены рудиментом с пикнотическими ядрами.

У *P. penetrans* и *P. neglectus* развитие гонады происходит с небольшими отличиями от вышеописанного. У личинок самок IV стадии задняя ветвь зачатка гонады содержит отделы: мешок матки, матку, 1 герминативную клетку, ядра оболочки герминативной зоны и апикальное ядро. Участок, соответствующий сперматеке, ее сфинктеру и яйцеводу, отсутствует (рис. 2, *12*). У *P. neglectus* половой зачаток смещен в заднюю часть ТГО уже у личинки самки II стадии (рис. 3, *16*). У *P. penetrans* имеются самцы. В развитии самца отсутствуют ядра, за счет которых формируется преддверие. У личинок самцов III стадии половой зачаток расположен в центре ТГО и состоит из 14 клеток (рис. 2, *13*; 3, *13*). Две герминативные клетки и апикальное ядро расположены на заднем полюсе, спереди находятся 10 соматических ядер и апикальное ядро. Впоследствии происходит поворот передней части зачатка кзади и деление герминативных клеток. У личинок самцов 4 стадии герминативная зона расположена в передней части зачатка (рис. 3, *15*). В задней части зачатка, перемещающейся к зачатку клоаки, располагаются 4 ряда по 7 клеток и апикальное ядро. За счет этого отдела формируется семяпровод самцов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для представителей надсемейства Tylenchoidea характерно раннее определение проспективного значения клеток развивающейся гонады. Из герминативных клеток образуются оогонии и сперматогонии, соматические клетки полового зачатка дают начало стенкам половых путей, на вентральной стороне за счет гиподермы идет формирование преддверия гонады.

Исходным типом женской половой системы в надсемействе является парная гонада. У многих форм произошла редукция задней ветви, однако последняя представлена по крайней мере задним мешком матки. В семействе Pratylenchidae имеются формы как с парной, так и непарной гонадой самок. В семействе Tylenchidae у *Psilenchus* женская гонада парная, у остальных форм — непарная. Это говорит о том, что редукция задней ветви гонады произошла в этих сильно отличающихся друг от друга семействах независимо. Все представители семейства Anguinidae обладают непарной женской гонадой.

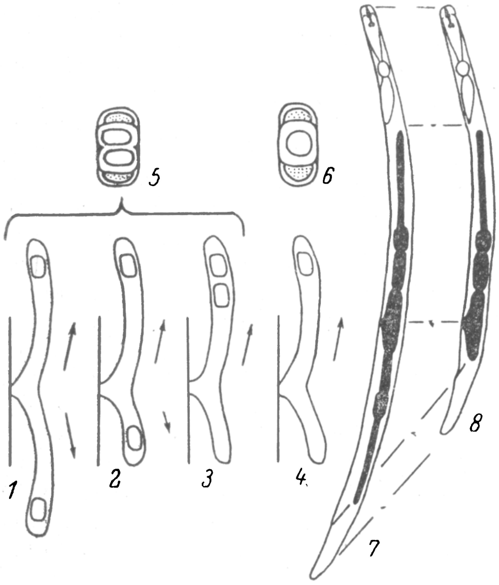


Рис. 4. Морфогенезы женской гонады и соотношение отделов тела тиленхоидей.

1—6 — схемы морфогенезов женской гонады: *1* — исходный тип морфогенеза (*Helicotylenchus*), *2* — *Pratylenchus* sp., *3* — *Pratylenchus scribneri* и *Aglenchus costatus*; *4* — *Tylenchidae* и *Anguinidae*. Стрелками показано перемещение герминативных клеток полового зачатка. *5*, *6* — строение полового зачатка у личинок II стадии; *7*, *8* — соответствие отделов тела форм с парной (*7*) и непарной (*8*) половой системой самок.

Условные обозначения на рис. 1—3. *ая* — апикальное ядро, *гз* — герминативная зона, *гк* — герминативная клетка, *гя* — группа из 7 пар ядер, *змм* — задний мешок матки, *м* — матка, *пз* — половой зачаток, *пмм* — передний мешок матки, *сз* — соматическая зона полового зачатка, *сп* — сперматека, *сфм* — сфинктер матки, *сфс* — сфинктер сперматеки, *ся* — соматические ядра полового зачатка, *яв* — яйцевод, *явт* — ядра вентрального тяжа, *яи* — ядро-индуктор полового зачатка, *яич* — яичник, *ями* — ядра миобластов, *яп* — ядра преддверия.

Развитие парной женской гонады описано для *Helicotylenchus dihystera* (Hirschmann, Triantaphyllou, 1968). У личинки второй стадии имеются 2 герминативные клетки, развитие гонады происходит двумя ветвями, на конце каждой из которых помещается одна герминативная клетка (рис. 4, *1*). Место прикрепления зачатка к стенке тела на всех стадиях развития находится в центре ТГО. Деление герминативных клеток и формирование герминативной зоны происходит при превращении личинки самки IV стадии в половозрелую самку и имеет место как в передней, так и в задней ветвях гонады. Однако у половозрелых самок этого вида, как и у некоторых других гоплолаймид, в передней ветви гонады оогониев больше, чем в задней, что указывает на некоторую тенденцию к приобретению неравноценности ветвей гонады.

У представителей рода *Pratylenchus* происходит усиление различий между передней и задней ветвями женской гонады. Вначале развитие последней происходит так же, как у *Helicotylenchus*, различия появляются у личинки IV стадии. Уже на этой стадии на конце передней ветви гонады происходит деление герминативной клетки и формирование герминативной зоны. Герминативная клетка задней ветви не делится, половые протоки прекращают развитие, часть задней ветви гонады дегенерирует и сохраняется в виде рудимента, лежащего за задним мешком матки (рис. 4, *2*). У *P. penetrans* и *P. neglectus* редукция задней ветви гонады идет дальше и в ней уже у личинки самки IV стадии отсутствуют отделы, соответствующие сперматеке, сфинктеру сперматеки и яйцеводу половозрелой самки. У *P. scribneri* (Roman, Hirschmann, 1969) происходит смещение обеих герминативных клеток в переднюю ветвь развивающейся гонады, выраженное уже у личинки III стадии. Задняя ветвь, таким образом, лишается герминативных клеток (рис. 4, *3*).

У рассмотренных нами представителей семейства Tylenchidae и Anguinidae редукция задней ветви женской гонады еще более значительна (рис. 4, *4*). Из задней ветви гонады в онтогенезе развивается только ее функционирующий участок — задний мешок матки. Рудимент остальных отделов гонады этой ветви отсутствует. Герминативная клетка, как правило, одна, и расположена она в передней ветви развивающейся гонады. Наличие у личинки II стадии *Aglenchus costatus* двух герминативных клеток следует рассматривать как примитивную особенность. На последующих стадиях обе клетки перемещаются в переднюю ветвь гонады, и задняя ветвь, как у *P. scribneri*, лишается герминативной клетки (рис. 4, *3*).

Редукция задней ветви гонады у тиленхоидей связана со смещением вульвы в заднюю часть ТГО. У личинок II стадии рассмотренных форм половой зачаток располагается в центре ТГО, а на последующих стадиях оказывается смещенным в заднюю часть этого отдела. Зачаток гонады прикреплен к стенке тела и связан с расположенным в последней зачатком преддверия. Значит, в процессе развития происходит не движение полового зачатка назад, а неравномерный рост ТГО, в результате которого часть этого отдела, расположенная позади от места прикрепления зачатка, растет медленнее, чем его передняя часть. У *P. neglectus* половой зачаток смещен кзади уже у личинок II стадии, т. е. замедление роста задней части ТГО происходит у личинок этого вида уже в яйце.

Каковы же причины редукции задней ветви гонады у самок? Представители семейства Pratylenchidae обладают более коротким телом, чем представители близких групп — семейства Hoplolaimidae и подсемейства Tylenchorynchinae семейства Dolichodoridae. Пратиленхиды живут и питаются в тонком слое коры молодого корня, где длинное тело создавало бы трудности для размещения и передвижения нематод. В процессе онтогенеза этих нематод происходит сдерживание развития задней части ТГО и находящейся в ней задней ветви гонады, что ведет к укорочению тела (рис. 4, *7*, *8*). Задняя часть ТГО коротка и недостаточна для размещения ветви гонады.

У представителей семейства Tylenchidae также происходит сдерживание роста задней части ТГО. Короткое тело и длинный нитевидный хвост создают обтекаемую форму, выгодную для влажных местообитаний тиленхид. Такая же форма тела и связанная с ней редукция задней ветви гонады встречаются у обитающих в тех же биотопах представителей рода *Prismatolaimus* и монхистерид.

Ангвиниды очень близки к семейству Tylenchidae и, вероятно, произошли от представителей этого примитивного семейства (Парамонов, 1970). Для подавляющего большинства видов семейства Tylenchidae характерна редукция задней ветви гонады самок. Видимо, предками Anguinidae являлись тиленхиды, у которых задняя ветвь женской гонады была редуцирована.

По сравнению с представителями семейства Tylenchidae и близким родом *Ditylenchus* (семейство Anguinidae) у *Anguina*, *Paranguina*, *Subanguina* происходит увеличение матки, выраженное уже у личинок IV стадии. На этой стадии выражено также увеличение герминативной зоны. Несомненно, что обе эти черты являются вторичными и связаны с гипертрофией женской половой системы высших ангвинид, что обусловлено переходом последних к полостному эндопаразитизму.[1]

Литература

Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. Т. 3. Таксономия нематод надсемейства Tylenchoidea. М., Наука, 1970. 255 с.

Geraert E. A comparative study on the structure of the female gonads in plant-parasitic Tylenchida (Nematoda). — Ann. Soc. R. Zool., Belg., 1973, vol. 102, p. 171—198.

Hirschmann H. The life cycle of Ditylenchus triformis (Nematoda: Tylenchida) with emphasis on post-embryonic development. — Proc. helm. Soc. Wash., 1962, vol. 29, N 1, p. 30—43.

Hirschmann H. Comparative morphology and anatomy. — In: Plant parasitic nematodes (Ed. B. M. Zuckerman, W. F. Mai, R. A. Rohde). Vol. I. Morphology, anatomy, taxonomy and ecology. New York, Acad. Press, 1971, p. 9—63.

Hirschmann H., Triantaphyllou A. C. Mode of reproduction and development of the reproductive system of Helicotylenchus dihystera. — Nematologica, 1968, vol. 13, N 4, p. 558—574.

Roman J., Hirschmann H. Embryogenesis and postembryogenesis in species of Pratylenchus (Nematoda: Tylenchidae). — Proc. helm. Soc. Wash., 1969, vol. 36, N 2, p. 164—174.

Yuksel H. S. Observations on the life cycle of Dytylenchus dipsaci on onion seedlings. — Nematologica, 1960, vol. 5, p. 289—296.

MORPHOGENESIS OF THE GENITAL SYSTEM IN THE SUPERFAMILY TYLENCHOIDEA (NEMATODA)

A. Ju. Ryss

SUMMMARY

Morphogenesis of the genital system of 14 species of nematodes of the superfamily Tylenchoidea was studied. The evolution of the genital system of females in the superfamily was considered. The initial type for the group is a paired gonade of the females. In different families the reduction of the hind branch of the gonade proceeds in parallel. During ontogenesis the development of the posterior part of the trophicogenital department and the gonade branch restrains. In the family Pratylenchidae this phenomenon is associated with the shortening of the body during the transition to endoparasitism; in the family Tylenchidae the phenomenon is connected with the acquiring of the streamline form suitable for living in humid biotopes. In the family Anguinidae takes place the hypertrophy of the female genital system connected with the transition to the cavitary endoparasitism. A new technique for making preparations of nematodes is suggested.

---

[1] Автор выражает благодарность Э. Л. Краллю за всестороннюю помощь при подготовке рукописи и предоставление материала по Anguinidae, А. Р. Стоуну (Ротамстедская станция, Великобритания) за предоставление фиксаций видов рода *Pratylenchus*, Б. Л. Гутельмахеру за техническую помощь при выделении личинок нематод.